члеников и всей конечности. Это достигается благодаря наличию в коксе и трохантере не только леваторов, но и депрессоров. Отсутствие мышц-антагонистов в терминальных члениках характерно для всех клещей. Анализ топографии мышц ходильных конечностей и педипальп позволяет установить, что в педипальпах редуцируется один членик — колено (гену). Этим можно объяснить те изменения в топографии и количестве мышц, которые наблюдались нами (Акимов, Ястребов, 1983). В остальном же мускулатура пальп мало чем отличается от мускулатуры ходильных конечностей.

SUMMARY. Topography, morphology and possible functions of walking limbs and idiosome muscles, articulation of leg joints are described in detail. Exopodal muscles are described first for gamasid mites. Peculiarities in functioning of dorsoventral muscles, in particular participation of some of them in specific movements by means of a special "lock" type structure which provides fixation of coxa IV in immovable state are studied. A description and picture of the endosternite are presented; its role as an endoskeletal structure in the mite is shown. An analysis of the muscle topography and limb joint articulation revealed genu reduction in palps.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Мышечная система клеща Varroa jacobsoni (Oudemans, 1904) (Parasitiformes, Varroidae) паразита медоносной пчелы. I. Мышцы гнатосомы.— Вестн. зоологии, 1983, № 2, с. 68—72.
Manton S. M. Hydrostatic pressure and leg extension in arthropod with special reference to arachnids.— Ann. a Mag. Natur. History, 1958, **1**, N 3, p. 161—182.
Robinson L. E., Davidson S. The anatomy of Argas persicus.— Parasitology, 1914, **6**, N 4, p. 382—424.
Stenly S. Studies on the musculatory system and mouth part of Laelaps echidninus Berl.— Ann. Entomol. America, 1931, **24**, N 1, p. 1—11.
Young J. H. The muscules and endosternum of Haemogamasus ambulans (Acarina, Haemogamasus).— Canad. Entomologist, 1970, 102, N 2, p. 157—163.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 27.09.82

УДК 591.4

Г. Д. Кацы, В. В. Климов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ КОЖНОГО ПОКРОВА ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО

Сведения о гистоструктуре кожи эквид разрознены и неполны. У домашних лошадей ее изучали А. А. Браун (1935), А. Талукдар и др. (1972), у куланов — В. Е. Соколов (1973). По диким лошадям данных нет. Морфологию волосяного покрова домашних лошадей описали Дюрст (1936), а лошадей Пржевальского пражского зоопарка Мазак (1961).

Материал и методика. Работа проведена на базе зоологического парка «Аскания-Нова» и советско-монгольской комплексной биологической экспедиции. Материалом исследований служили пробы кожно-волосяного покрова 9 лошадей Пржевальского, самостоятельно размножающееся стадо которых в условиях круглогодичного выпаса достигло в степях Асканийского резервата за 20 лет численности 40 голов; 5 рабочих домашних лошадей тракенской породной группы (представляющих европейских лошадей), находящихся на стойловом содержании и 6 доместицированных лошадей монгольской породной группы (Центральный аймак, МНР), занимающих в расовой группировке лошадиных пород положение примитивного типа, мало эволюировавшего в домашнем состоянии (Румянцев, Войтяцкий, 1936), у которых были взяты пробы волос. Эту группу характеризуют мелкий рост, крепкий костяк, крупная голова и короткая шея. Сильно выражена оброслость гривы, хвоста и ног, что помогает животным, находящимся круглогодично на пастбище, выдерживать суровый резко континентальный климат Центральной Азии. Лошади Пржевальского по общему облику очень сходны с монгольскими лошадьми, но имеют некоторые явные отличия экстерьера, являющиеся видотипическими маркерами. К таковым относятся большая тонконогость, большеголовость, буланая или гнедо-саврасая масть с бурыми или черными гривой, хвостом, дистальными частями ног и продольным ремнем на спине. Хвост покрыт длинным во-

лосом только с середины, стоячая грива короткая, длиной 12—16 см, при полном отсутствии челки.

Лошади европейской породной группы отличаются от этих форм значительно большим ростом, легкостью сложения и более жидкой оброслостью гривы, хвоста и ног. В процессе одомашнивания они утратили неприхотливость и выносливость диких и примитивных форм, что проявилось в их морфологии.

Образцы кожи были взяты у животных в конце мая 1980 г. прижизненно на боковой стенке груди животных. Вследствие дикого нрава лошади Пржевальского и невозможности контактов, была проведена их иммобилизация транквилизатором эторфин (М-99) с андитотом, ружьем системы «Кэп-Чуп». Образцы кожи фиксированы 10 %-ным нейтральным формалином и последовательно проводили через 18 и 25 %-ный растворы желатина при +37 °С. Срезы готовили с помощью замораживающего микротома с окрашиванием краской судан III и гематоксилином Караччи.

Определение потовых желез проводили на вертикальных срезах по 10 железам. Поскольку у лошадей секреторный отдел потовой железы извитой формы, то на срезе измерялись отдельные видимые ее участки по срединной линии, которые при суммировании составляли условную длину железы. Ширину железы измеряли по максимальному диаметру секреторного отдела. Площадь железы высчитывали по формуле — $\pi в(0{,}5в+а)$, где: π — 3,14; а — длина; в — ширина железы.

При определении сальных желез измерения проводились на вертикальных срезах кожи, проходящих через центр железы, также на 10 железах. Форма сальных желез приближается к эллипсоидной, поэтому максимальный ее диаметр принимали за длину, а минимальный — за ширину. Площадь среза железы определяли по формуле n (πав), где n — количество долей железы; π — 3,14; а — 0,5 длины; в — 0,5 ширины. На образцах волосяного покрова измеряли диаметр волос с помощью микроскопа МБИ-3 и их длину с помощью линейки. Плотность волосяного покрова определяли на горизонтальных срезах кожи с учетом сжатия образца.

Результаты исследований. Кожа лошадей Пржевальского очень плотная, ее толщина на 37 % превышает толщину кожи наших европейских и на столько же домашних лошадей Юго-Западной Азии из Бангладеш (Talukdar, 1972). Ее структура характеризуется следующими особенностями (табл. 1).

Эпидермис средней толщины и составляет 0,71 % общей толщины кожи; у домашних лошадей — 1,13 % ($P<0{,}05$). Эпидермальный слой состоит из одного слоя ростковых и 5—7 слоев промежуточных клеток. Величина клеток у лошадей Пржевальского меньше. Роговой слой плотный, краской судан III окрашивается в оранжевый цвет, что свидетельствует о функциональной активности сальных желез в этот сезон года. У домашних лошадей роговой слой бесцветный. Все слои эпидермиса интенсивно окрашены пигментом темно-коричневого цвета. У домашних лошадей, кроме того, наблюдаются скопления пигментных клеток под ростковым слоем в местах изгиба эпидермиса. Микроскладчатость наружной стороны эпидермиса у лошадей Пржевальского составляет 180—200 % от идеально ровной поверхности, что на 30—40 % выше складчатости у домашних лошадей. Это говорит о более эффективном механизме теплорегуляции у диких животных. Нижняя сторона эпидермиса относительно ровная.

Пилярный слой у лошади Пржевальского составляет 21,5 % общей толщины кожи, у домашних — 32,2 %. В нем расположены волосяные фолликулы, сальные и потовые железы, а также мышцы-подниматели волос. Волосяные фолликулы у диких лошадей расположены в коже под углом 30—45°, а у домашних — 65—80°, что свидетельствует о больших адаптивных возможностях кожно-волосяного покрова диких лошадей, который при сокращении мышц и выпрямлении волос утолщается. На горизонтальных срезах кожи лошадей Пржевальского чаще встречаются «пустые» фолликулы (2—3 в поле зрения), что свидетельствует о более активном протекании линьки. Густота фолликулов у обоих видов лошадей сходная, с незначительным превосходством (на 4,1 %) у дикой формы. Волосяные луковицы у лошадей Пржевальского подразделяются на две категории: крупные (толщиной 150—167 мкм) и мелкие (72 мкм). У домашних лошадей луковицы на 18—25 % меньше, а дифференцировка сглажена. Толщина волоса в волосяном канале у лошадей Пржевальского колеблется в пределах 10—15 %, что свидетельствует о более вы-

Таблица 1. Гистоструктура кожи лошадей

Показатель	Лошадь Пржевальского, n=9		Домашняя лошадь, n=5	
	M±m	Lim	M±m	Lim
Общая толщина кожи, мкм	5933±199	4735—6621	3701±200	3279—4323
эпидермис	42±2	31,1—49,5	42±5	25,0—50,6
пилярный слой	1273±41	1041—1468	1193±60	1044—1362
ретикулярный слой	4617±179	3576—5298	2465±140	2169—2910
Площадь потовой железы, мм²	0,194±0,009	0,167—0,245	0,287±0,023	0,219—0,350
Площадь сальной железы, мм²	0,064±0,002	0,054—0,076	0,083±0,006	0,072—0,106
Густота желез, шт/см²	1415±53	1203—1687	1357±104	983—1584
Толщина стенок потовых желез, мкм	12,5±0,4	11—15	11,4±0,6	10—14
Толщина мышцы-поднимателя волос, мкм	66,7±1,8	59,4—74,3	50,0±2,4	37,2—60,4

раженной цикличности кератогенеза у дикой формы. Каждому волосяному фолликулу сопутствуют потовая и сальная железы и мышца-подниматель волос.

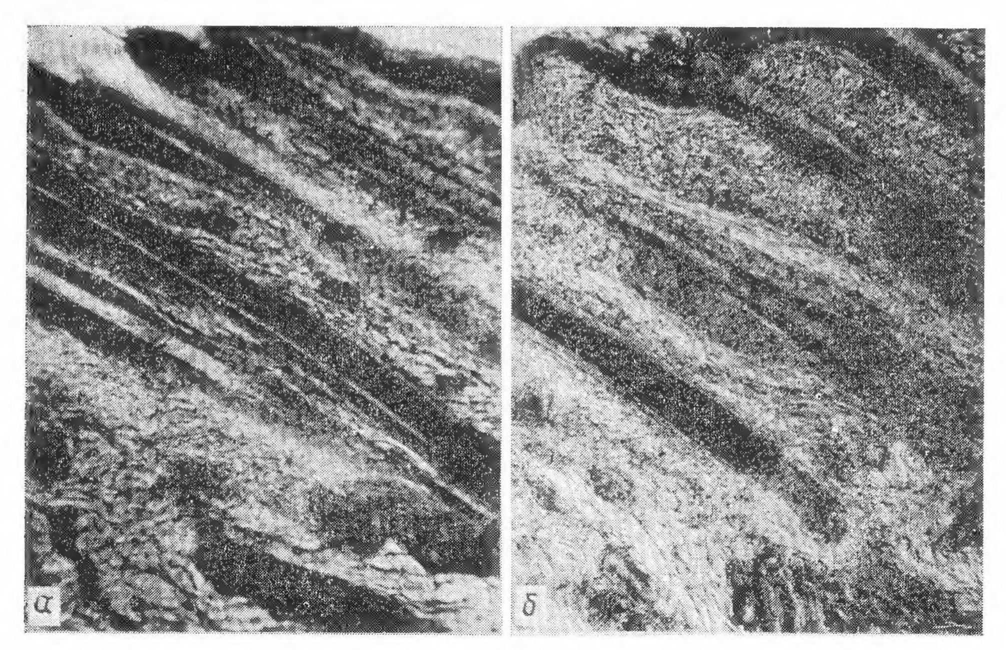
Сальные железы, как и у домашних лошадей, двудольные и расположены вдоль корня волоса. Железки короткими, неширокими протоками открываются в волосяной канал. Диаметр клеток самих сальных желез у лошадей Пржевальского колеблется от 10 до 17 мкм; у домашних лошадей клетки крупнее — 22,2—27,8 мкм. Если судить по интенсивности окрашивания суданом, то у первых активность клеток выше. Железы расположены в коже на глубине около 390 мкм. Площадь продольного среза сальных желез у лошадей Пржевальского в среднем на 30 % меньше, чем у домашних ($P<0,01$).

Потовые железы расположены на уровне волосяных луковиц и имеют вид извитых трубок, часто свернутых в клубок. Измерять длину секреторного отдела очень трудно, для чего приходится готовить большое количество вертикальных срезов, а на них выбирать участки железы, развернутые в плоскости среза. Стенки потовых желез толстые (11—15 мкм). Эпителий желез кубический. Площадь потовых желез у лошадей Пржевальского на 47,9 % меньше, чем у домашних лошадей ($P<0,01$) (рисунок). Сходные процессы активизации потовых и сальных желез (выделительная и стероидная функции) под влиянием одомашнения наблюдаются и у полорогих (Кацы, Зубко, 1979). Выводные протоки потовых желез открываются на поверхность кожи рядом с волосом, а у домашних лошадей, кроме того — и в волосяную воронку.

Мышца-подниматель волос у лошадей Пржевальского толще и равна в среднем 66,7 мкм, у домашних лошадей на 33,4 % меньше. В нижней части она прикрепляется к соединительнотканой сумке у шейки волосяного фолликула. Поднимаясь под углом к поверхности кожи, мышца вплотную огибает сальную железу и, не доходя до базальной мембраны на 420 мкм, сначала раздваивается, а затем каждая ветвь делится на множество мелких пучков. На расстоянии 50—65 мкм от базальной мембраны они уже не просматриваются. Мышца-подниматель волос сокращаясь, сжимает сальную железу, тем самым, в какой-то степени, способствует проталкиванию секрета железы в волосяной канал.

Ретикулярный (сетчатый) слой составляет основу собственно дермы, несет защитную функцию и состоит в основном из пучков коллагеновых волокон и основного вещества. Его доля в общей толщине кожи у лошадей Пржевальского равна 77,8 %, у домашних лошадей 66,6 %. Пучки коллагеновых волокон плотно переплетаются, образуют сложную вязь, и их толщина в середине ретикулярного слоя у диких лошадей равна 56—72, у домашних — 30—45 мкм, т. е. меньше на 42 %. Жиро-

вых клеток в данном слое обоих видов лошадей не встречали. Подкожная клетчатка весной развита слабо, а в конце лета у лошадей Пржевальского в ней наблюдается жировая прослойка толщиной до 300—500 мкм. У лошадей Пржевальского не только на границе ретикулярного слоя и подкожной клетчатки, но и в самом ретикулярном слое просматриваются крупные артерии, обеспечивающие васкуляризацию структур, расположенных в пилярном слое.



Пилярный слой кожи (×56):
а — лошади Пржевальского; *б* — домашней лошади.

Статистическая обработка полученных данных показала, что индивидуальная изменчивость гистологических структур кожи у лошадей Пржевальского выражена значительно меньше, что характерно для диких форм.

Волосяной покров лошадей состоит из пуха и остевого волоса нескольких порядков, при отсутствии направляющих волос. Не имея возможности углубиться в изучение структуры волоса, мы выделили две категории остевых волос (табл. 2). Над поверхностью кожи они имеют небольшую гранну. У лошадей Пржевальского ость составляет — 95,8, у монгольских лошадей — 92,8, европейских — 84, 8% всего волосяного покрова. Диаметр волоса у лошадей Пржевальского равен в среднем 73,2 мкм, а у монгольских на 19, европейских — на 26,5, а пражских — на 33 % меньше. Уменьшение показателей у домашних лошадей связано с увеличением в их покрове удельного веса пуха и остевых волос второго порядка. У монгольской формы пуховых волос содержится на 69,0 %, остевых II — на 93,2 %, а у европейской соответственно на 262—120 % больше, чем у лошадей Пржевальского. Остевых волос I, наоборот, меньше у домашних форм: на 18,4 у монгольских и на 32,4 % у европейских. Длина остевого волоса, как и ожидалось, наибольшая у монгольских лошадей — 20 мм, поскольку даже летом суточные перепады температуры в местах их обитания достигают 25°, годовые — 75°. У домашних лошадей, живущих в условиях мягкого климата юга Украины (годовые перепады — 35°), шерстный покров на 46,6, у асканийских лошадей Пржевальского на 33,3, а пражских на 42,2 % короче. Как видно, процесс акклиматизации не нивелировал величину остевого волоса

Таблица 2. Морфология летнего волосяного покрова лошадей

Форма	n	Диаметр волос, мкм		Длина волос, см		Типы волос, %		
		M±m	Lim	M±m	Lim	остевые I порядка	остевые II порядка	пуховые
Лошадь Пржевальского	9	73,2	67,8—77,8	1,5	1,3—1,7	82,6	13,2	4,2
Монгольская лошадь	6	59,4	54,6—69,2	2,0	1,5—2,5	67,4	25,5	7,1
Европейская лошадь	5	53,8	47,4—60,0	1,3	1,2—1,4	55,8	29,0	15,2

у асканийских лошадей Пржевальского до уровня европейских домашних, что является предпосылкой их реакклиматизации в Монголии.

Грива лошадей Пржевальского асканийской популяции по сравнению с эталонными образцами, завезенными в диком состоянии в Европу в начале века и хранящимися в коллекциях научного музея «Аскания-Нова», практически не увеличилась и составляет у самок посредине шеи летом 126, зимой — 141 мм, у самцов показатели больше на 11—15 %, но грива «стоячая», и челка отсутствует. Лошади Пржевальского пражской линии имеют гриву на 17—30 % большую, которая ложится на бок и на глаза, образуя челку (Volf, 1961). Оброслость хвоста и ног диких лошадей асканийской популяции, а также масть и окраска отдельных статей соответствуют видотипическим.

У помесей с домашними лошадьми грива увеличивается на 95—100 %, появляется челка и широкое варьирование окраски, хотя характерный тип еще проявляется в первых поколениях. Грива монгольских лошадей достигает 70—80 см (у жеребцов до 1 м), что на 75—80 % больше гривы домашних европейских лошадей. Величина челки у них такова, что из-за нее часто не видно глаз животного. Общее впечатление дополняет пышная оброслость ног и хвоста.

Полученные данные позволяют заключить, что дикие лошади имеют адаптивно лучше развитые защитные механизмы внешних покровов, выражающиеся в большей генетической константности, функциональности, толщине кожного покрова и волоса, что подтверждает их таксономическое обособление от других лошадей.

Процесс доместикации вызвал у лошади снижение функций кератообразования и активизировал выделительную и стероидную функции кожи. Частичная синантропизация не повлияла существенно на характерный тип лошади Пржевальского и имеются благоприятные предпосылки ее возвращения в природу.

Браун А. А. Сравнительный анализ микроструктуры кожного покрова лошади и крупного рогатого скота. Топография кожного покрова лошади, 1935, вып. 1, с. 123—132.

Дюрст У. Экстерьер лошади.— М.; Л. : Сельхозгиз, 1936.— 344 с.

Кацы Г. Д., Зубко В. Н. Особенности строения кожного покрова при разных способах выращивания антилопы канна.— Вестн. зоологии, 1979, № 6, с. 77—79.

Румянцев Б. Ф., Войтяцкий Б. П. Лошади Монголии.— В кн.: Домашние животные Монголии. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1936, № 22, с. 195—244.

Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих.— М. : Наука, 1973.— 487 с.

Mazak V. Haarwechsel und Haarwuchs des Przewalski-Pferdes und Onager im Prager Zoologischen Garten.— Equus, 1961, N 1, p. 141—163.

Talukdar A. H., Calhoun M. L., Stinson Al W. Microscopic anatomy of the skin of the horse.— Amer. J. of Veter. Res., 1972, **22**, N 12, p. 2365—2390.

Volf J. Ubersicht der Zucht des Przewalski — Urwil dpferdes in dem Zoologischen Garten Prag.— Equus, 1961, N 1, p. 42—57.

Украинский н.-и. институт животноводства
степных районов им. М. Ф. Иванова «Аскания-Нова»

Получено 17.05.82